第 25 卷 第 3 期 古脊椎动物学报 PP. 208—221
1987 年 7 月 VERTEBRATA PALASIATICA figs. 1—8

河南淅川始新世核桃园组兔类化石

童永生 雷奕振
(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所) (中国地质科学院宜昌地质矿产研究所)

关键词 河南淅川 核桃园组 始新世 兔类

内 容 提 要

这里记述了河南淅川核桃园组中两种始新世兔类：石皮沟壮兔 (*Strenulagus shipigouensis* gen. et sp. nov.) 和丹江卢氏兔 (*Lushilagus danjiangensis* sp. nov.)。从这些原始兔类标本上似可证实：上前臼齿和臼齿的中央主尖分别相当于前尖(或并尖)和后尖；两者的舌侧沟(次沟)似乎不同源。兔类上臼齿上的外凹、釉质圆环和舌侧沟的出现，是与三角座和跟座之间沟的形变密切相关。

兔类起源于中亚，这是绝大部分古哺乳类学者所公认的。但是兔类的起源和早期演化历史还不是很清楚。亚洲始新世兔类化石的发现，无疑有利于这些问题的解决。就这里记述的核桃园标本而言，讨论上述问题尚嫌材料不足，却表明了中始新世晚期兔类已相当分化，很可能兔类的历史并不一定比啮齿类短。

1981 年，雷奕振在河南淅川大仓房乡核桃园村北石皮沟(即皮石沟)的核桃园组中采到一块兔类下颌。1984 年冬，本文前一作者又在同一地点和层位中筛洗到二十余颗兔类上、下颊齿。在这批零散的牙齿中，有一些在尺寸上和形态上可以与雷奕振发现的下颌标本相匹配，而另一些可与李传夔 (1965) 记述的卢氏兔 (*Lushilagus*) 相比较。尤其可贵的是，有一些牙齿磨损轻微，这对兔类齿尖同源性与齿饰变化形式的探讨有所启示。

在研究过程中，李传夔、黄学诗和邱铸鼎与笔者讨论有关问题，并修改手稿，早第三纪组同志审阅初稿，并提出宝贵意见。本文插图由杨明婉同志绘制。笔者在此表示感谢。

一、化 石 记 述

兔形目 Lagomorpha Brandt, 1855

兔科 Leporidae Gray, 1821

石皮沟壮兔 *Strenulagus shipigouensis* gen. et sp. nov.

(图 1—3)

正型标本 一左下颌残段，保存 P_4-M_2 (YIGM. V006)。

归入标本 左 P^3 一颗 (IVPP. V8276)，M^1 或 M^2 五颗 (V8276.1—5)，M^3 一颗

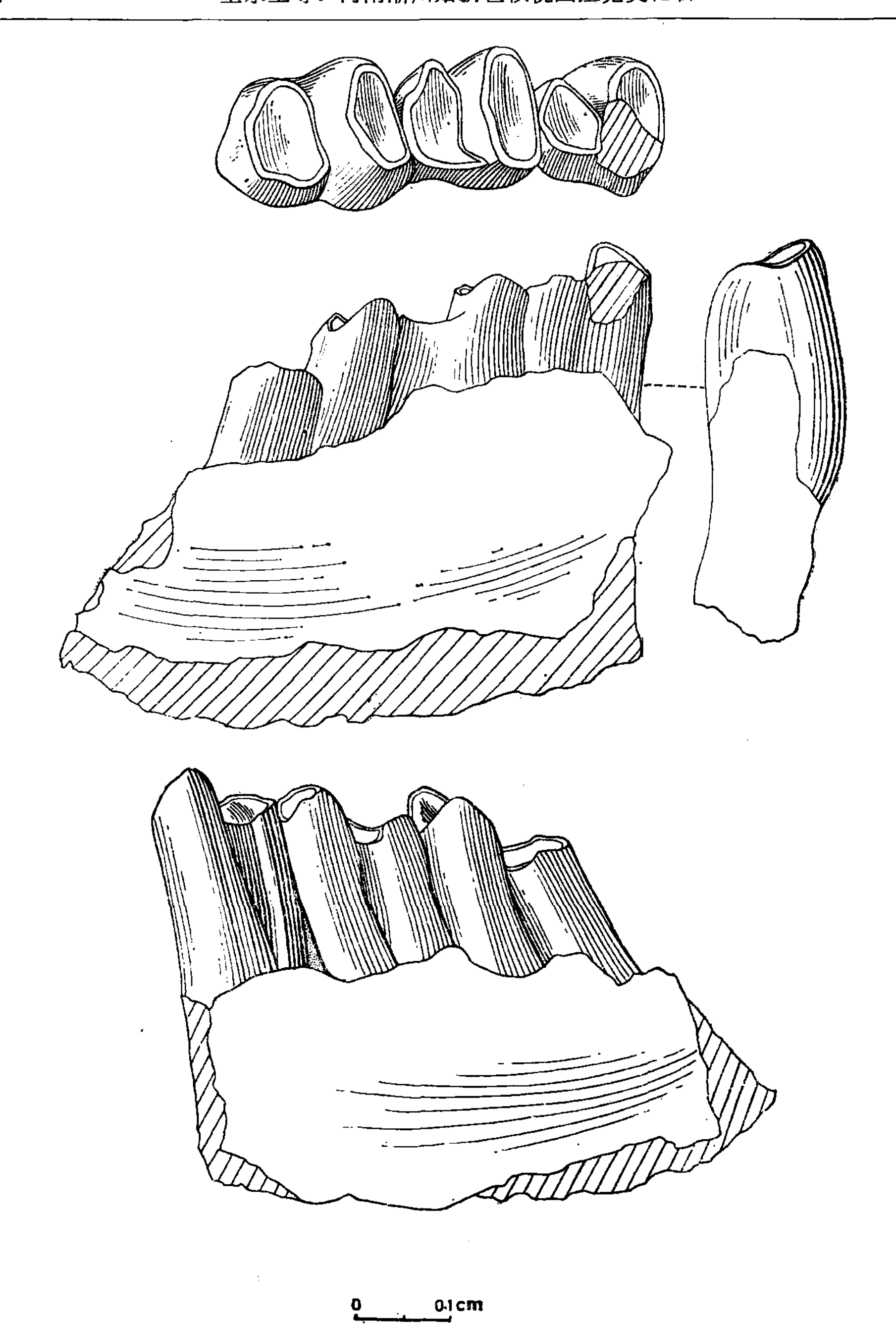


图 1　石皮沟壮兔（*Strenulagus shipigouensis* gen. et sp. nov.），带有 P_4—M_2 的左下颌（正型标本，YIGM. V006），
上：冠面视；中：内侧视和 P_4 前侧视；下：外侧视

Fig. 1　*Strenulagus shipigouensis* gen. et sp. nov., left mandible With P_4—M_2 (type, YIGM. V006), above: occlusal view; middle: lingual view and anterior view of P_4; below: labial view

(V8276.6)，右 P_3 一颗 (V8276.7)，和 M_3 一颗 (V8276.8)。

特征　下颊齿齿冠较高，单侧高冠显著。P_3 仅有一个内侧沟，前叶侧向紧缩。中间颊

齿三角座前后紧缩，跟座唇壁收缩。P_4 跟座较小，唇壁收缩明显，无后内侧沟。M_3 不退化，下次小尖发育。P^3 粗壮，唇侧齿根分叉，内叶前棱短粗。上臼齿后尖近于孤立，围以凹形釉质环，舌侧还有一小的釉质圆环，舌缘尖削。

描述 正型标本上保存了中间下颊齿 P_4—M_2，数 M_2 最大。P_4 三角座唇壁向下迅速膨大，相应地跟座唇壁向下变尖窄。正如 Burke (1941) 指出那样，可能早期兔类的下颊齿三角座唇壁向下有膨大的趋势。不过核桃园标本中 P_4 三角座唇壁膨大程度似乎比沙漠兔 (*Shamolagus*) 更显著，跟座也比同期的葛氏沙漠兔 (*S. grangeri*) 小。三角座前后紧缩，跟座无后内侧沟。后者可能与牙齿磨蚀较深有关。在牙齿前壁上，P_4 舌侧釉质层高度仅是唇侧的二分之一，显示出明显的单侧高冠。M_1 和 M_2 在形态上与 P_4 相近，不过三角座更加前后紧缩，咀嚼面近似长椭圆形，唇壁向下增大的趋势不如 P_4 明显，因而形

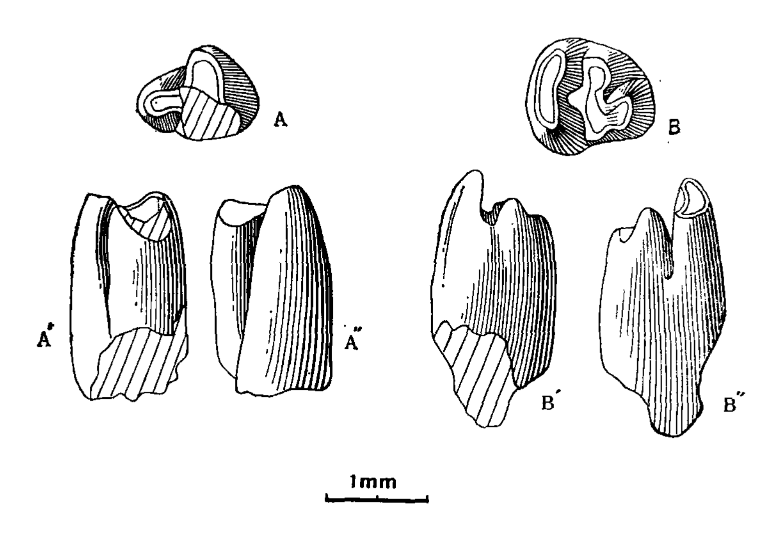


图 2 石皮沟壮兔 (*Strenulagus shipigouensis* gen. et sp. nov.)

A、A'、A'': 右 P_3(V8276.7)； B、B'、B'': 左 M_3(V8276.8)，冠面、内、外侧视

Fig. 2 *Strenulagus shipigouensis* gen. et sp. nov., A: RP_3(V8276.7); B: LM_3(V8276.8)

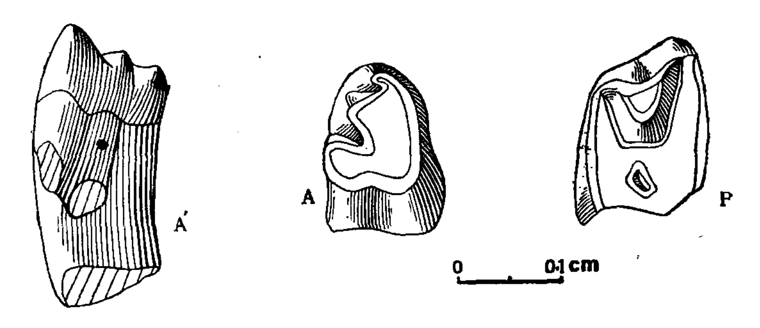


图 3 石皮沟壮兔 (*Strenulagus shipigouensis* gen. et sp. nov.)

A、A': 左 P^3(V8276)，冠面视和外侧视； B: 右 M^2(?)(V8276.1)，冠面视

Fig. 3 *Strenulagus shipigouensis* gen. et sp. nov., A: LP^3(V8276), occlusal and labial views; B. RM^1 or M^2(V8276.1), occlusal view

成比较宽大的外谷，尤其在 M_2 上。M_1 和 M_2 跟座大，唇壁相对收缩，无明显的后内侧沟。M_2 内侧沟清楚，但下延不深，终于齿槽处。P_4 和 M_1 均未见内侧沟。

一颗单个的右 P_3(IVPP V8276.7) 也归入这一种。牙齿外形呈圆柱状，内侧仅有一个窄沟，向下延伸到齿高的下三分之二处。外侧沟相对深宽，向下延至齿根处。内、外侧沟将牙齿分成前、后叶。前叶呈圆锥状，向下迅速膨大，尤其在外侧。在咀嚼面上，前叶侧向紧缩。后叶唇侧收缩，内侧宽大，咀嚼面成三角形。估计，进一步磨蚀将会出现类似戈壁兔（*Gobiolagus*）P_3 那样的冠面形态。

一颗具有明显的下次小尖的左下颊齿（V8276.8）被指为这个种的 M_3。M_3 比 M_2 小，比 P_3 稍大。在这颗磨蚀轻微的下臼齿冠面上，三角座成脊状，稍向前弯曲，与跟座之间有较深的沟。沟的深度在内外侧不同，内侧沟深只及跟座齿高的五分之一，外侧沟深约是跟高的三分之一，下次尖和下内尖连接成横脊，中部有瘤状的前突。牙齿后内方有一发育的下次小尖，有浅沟与横脊分开。跟座比三角座稍窄长。

在核桃园收集品中，一些尺寸较大的上颊齿也被归入这一种。V8276 标本齿饰比较简单，釉质层较厚，齿根粗壮，看来不会是 P_2 或乳前臼齿，可能代表这个种的 P^3。这颗牙齿的嚼面呈三角形，舌侧宽大，向唇面收缩。内叶有向前延伸的前稜和向外延伸的后稜。前稜粗短，和内叶之间有缓和的微凹。中叶向前突出，但不如内叶前稜那样厉害。外叶小，具有沿唇缘向前延伸的弱稜。内叶和中叶间的沟比中叶和外叶之间沟深且宽。P^3 内侧齿根粗壮，外侧齿根分叉。

在五颗 M^1 或 M^2 标本中，除一颗牙齿唇侧部分保存外，其余仅存舌侧部分。上臼齿后尖相对孤立，内侧和前、后侧有沟，形成凹形釉质环。后尖唇侧平坦，不呈刺状突入外谷，有弱稜伸向前尖和后附尖，后者较明显。在凹形釉质环的舌侧，有一小的釉质圆环，位置居中，成长卵形。从断面看，如果这颗牙齿再磨蚀一毫米，此圆环即行消失。其他归入的上臼齿上，舌缘尖削，可能与磨蚀较深有关。另外，还有一颗尺寸较小的上臼齿（V 8276.6）的舌缘也很尖削，怀疑是这个种的 M^3。

比较　亚洲伊尔丁曼哈期已知有两种兔类：一见于内蒙乌兰希热层（Ula Shire beds）的 *Shamolagus grangeri*（Burke, 1941）；另一种产于河南卢氏组的 *Lushilagus lohoensis*（Li,1965)。核桃园标本显然不同于后者，在形态上与前者比较接近。核桃园种与其他早期兔类一样，P_4 三角座唇壁向下迅速增大，跟座唇壁向下明显收缩。这一特征在 *S. grangeri* 的 P_4 上相当明显，在核桃园标本上似乎比内蒙标本更为突出。核桃园标本齿冠较高，在跟座后内侧沟已消失的情况下，牙齿釉质层仍延入齿槽。而内蒙标本 P_4 跟座后内侧沟未消失，齿根已暴露，说明内蒙种齿冠较低。从 Burke（1941）所给的插图来看，内蒙种的

表 1　测量(测量单位：毫米)

	P_3 (V8276.7)	P_4	M_1 (YIGM. V006)	M_2	M_3 (V8276.9)	P^3 (V8276.1)	M^1 或 M^2 (V8276.1)	M^3 (V8276.6)
长 (L.)	1.3	1.8	1.9	2.3	1.4	1.3	1.5	1.3
宽 (W.)	1.2	1.8(Tr.)	1.9	2.3	1.4	2.0	—	1.7
		1.3(Tal.)	1.6	2.0	1.2			

P_4 跟座远比核桃园种大;内蒙种 P_4 三角座嚼面呈梨形,与核桃园种的椭圆形三角座不同。内蒙种 M_3 不大退化,大小与 P_4 相近,而归入到核桃园种的 M_3,小于 P_4,与 P_3 大小相近。核桃园种下颊齿单侧高冠要比内蒙种显著,如 P_4 唇侧釉质层高度约是舌侧的一倍。*Shamolagus grangeri* 的标本上,P_3 已脱落,属于这个属的另一个种 *S. medius* P_3 有两个内侧沟,而核桃园种 P_3 仅有一个内侧沟。在这方面,核桃园种与亚洲另一种原始兔类戈壁兔(*Gobiolagus*)的 P_3 相似,戈壁兔的 P_3 也只有一个内侧沟。

核桃园种在高冠,单侧高冠,P_4 跟座退化等方面虽不如 *Gobiolagus* 那样明显,但比 *Shamolagus* 和 *Lushilagus* 更接近于 *Gobiolagus*。另外在下三角座前后紧缩,下跟座唇壁收缩方面也和 *Gobiolagus* 可相比拟。尽管如此,核桃园标本与戈壁兔的差别仍很明显,最突出的一点就是戈壁兔具有横宽的下颊齿。

归入石皮沟壮兔的上颊齿标本与亚洲大致同期的 *Lushilagus*, *Shamolagus* 以及被认为是 *Gobiolagus*? sp. 的上颊齿有明显的区别,倒有一点类似北美的 *Mytonolagus*。如在 Burke (1934) 记述的 *M. petersoni* 标本 (CM. 11935) 上,P^3 舌缘有一浅凹,M^1 后尖孤立,有凹形釉质环和一个小的釉质圆环,在这些方面形似于核桃园标本。当然,核桃园种是容易与北美种相区别的,除 P^3 外叶小,中叶和内叶之间的沟深宽外,下颊齿上的一些明显特征,与 *Shamolagus*, *Gobiolagus* 一样容易与北美种分开。

丹江卢氏兔 *Lushilagus danjianensis* sp. nov.

(图 4—5)

正型标本 一左 P^3 (IVPP. V8277)。

归入标本 右 P^3 两颗 (V8277.1—2), P^4 两颗 (V8277.3—4), M^1 或 M^2 四颗 (V8277.5—8), M^3 三颗 (V8277.9—11), 左 P_4 一颗 (V8277.12), M_1 或 M_2 两颗 (V8277.13—14)。

特征 上前臼齿略显短宽。P^3 内叶发育,唇缘尖削。在磨蚀不深的上臼齿上未见釉质圆环,唇缘微凹。下颊齿冠低,单侧高冠不明显,外侧沟下延不深。P_4 三角座前缘中部有一小结节,三角座唇壁向下增大,但不很明显,跟座小。下臼齿三角座前后不大紧缩,内侧沟明显。

描述 P^3 短宽,唇缘尖削,双根,外侧齿根粗壮,不分叉。内叶大,磨蚀后成菱形,无前稜,后稜相对明显。中叶几成圆形,向前突出至牙齿前缘。外叶小,附稜弱或无。内叶和中叶之间的沟窄而深,前端向前下方斜降,在牙齿前壁上,该沟比属型种更接近唇缘。外叶和中叶之间的沟浅且宽。两沟下延,几达齿根。

P^4 标本仅存唇侧部分。外侧齿根壮健,不分叉。中叶大,呈圆形,除后外侧与内叶后稜相连外,周围被深沟环绕。后附尖发育,稳定;前附尖小,在 V8277.3 标本上,有弱稜伸向后附尖内侧,但在另一标本上,前附尖仅成很小的突起。

在 M^1 或 M^2 标本中,有一完整的牙齿,可能是 M^2(V8277.5)。牙齿冠面近似矩形,舌缘相对平直,齿冠相对较低,横宽。后尖居中,似横向延长,向唇面谷突出。在后尖的唇侧有一小的突起,嚼面上无釉质环,牙齿舌缘中部微凹,似有不很发育的舌侧谷(次沟)。在一个磨蚀不深的牙齿上 (V8277.6, 见图 7 左),三角座是原尖、后尖、前尖形成的 V 形脊

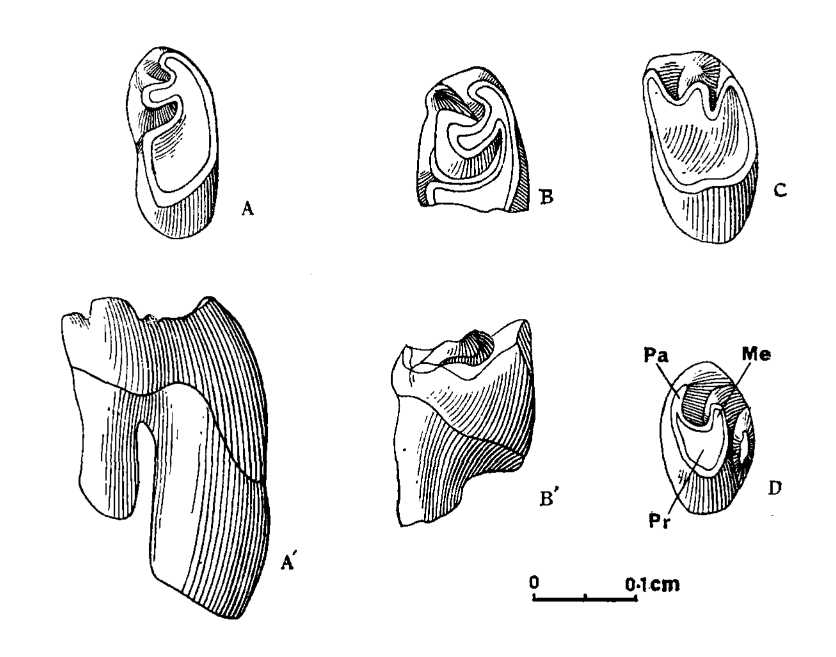


图 4　丹江卢氏兔 (*Lushilagus danjiangensis* sp. nov.),
A、A′: 左 P^3(V8277), 冠面视和前侧视；B、B′: 左 P^4(V8277,3), 冠面视和前侧视；
C: 左 M^1 或 M^2(V8277.5), 冠面视；D. 左 M^3(V8277.11), 冠面视

Fig. 4 *Lushilagus danjiangensis* sp. nov., upper cheek teeth,
A, A′: LP^3(Type,V8277), occlusal and anterior views; B, B′: LP^4(V8277.3), occlusal and anterior views; C: LM^1 or M^2(V8277.5), occlusal view; D: LM^3(V8277.11), occlusal view

组成，与跟座之间有一浅沟。

另有三颗 M^3 标本也归入丹江种，牙齿尺寸比上述的臼齿标本小得多，与 P^3 大小差不多。有内外齿根，冠面近似菱形。三角座 V 形脊清楚，原尖前稜长，后稜短。前尖具有向后伸出的弱稜，与内移的后尖几乎连接，形成近于封闭的三角凹。跟座短窄，较窄的是齿宽的三分之一，较宽的也只有齿宽的一半。跟座和三角座之间有浅沟相隔，沟的深浅和长短有较大的变化。

几颗尺寸较小的下颊齿被认为是卢氏兔。P_4 标本已轻微磨蚀，但齿饰尚清楚，三角座外形似菱形，前后不收缩。下原尖和下后尖高大，分别向牙齿中部斜降，在牙齿前缘中部有一小而明显的突起。从这一突起的位置来判断，或许可以认为是一退化了的下前尖。下原尖后稜向跟座斜降。跟座嚼面成椭圆形，无后内侧沟，宽度仅是三角座宽的三分之二，长度与三角座长大致相当。三角座唇壁向下增大不显著，跟座唇壁也不很收缩，两者之间的外侧沟相当宽大，也较深，下延几达齿根。内侧沟浅，在跟高的上三分之一处就尖灭。

在 M_1 或 M_2 标本中，有一颗稍经磨蚀的下臼齿 (V8277.13)，从牙体向后弯曲来看，可能是一颗右 M_2。牙齿形态基本上与 P_4 相似，但下原尖和下后尖的前后稜分别向中谷斜降，双双相连，形成封闭的菱形三角凹。在下后尖前外方也有一处略显肿大，可能与 P_4 前缘小结节一样，是下前尖的残余。跟座似比三角座稍长一些，宽度约是三角座宽的四分之三。虽然磨蚀不深，下次尖和下内尖已连结成脊，在横脊的后方有既低又短的后齿带。

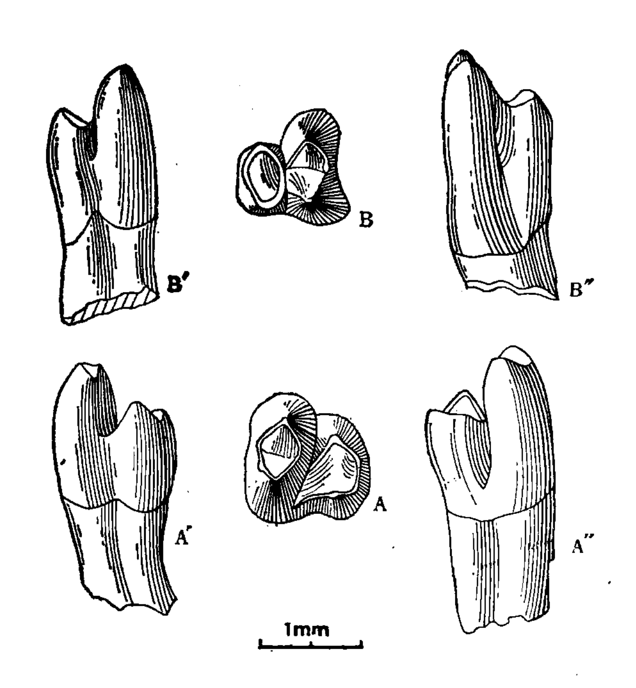


图 5 丹江卢氏兔 (*Lushilagus danjiangensis* sp. nov.),
A、A′、A″: 右 M_2(?)(V8277.13); B、B′、B″: 左 P_4(V8277.12), 冠面视和内、外侧视
Fig. 5 *Lushilagus danjiangensis* sp. nov., A, A, A″: RM_2(?) (V8277.13);
B, B′, B″: LP_4(V8277.12), occlusal, lingual and labial views

表 2 测量(测量单位: 毫米)

	P^3 (V8277)	P^4 (V8277.3)	M^2 (V8277.5)	M^3 (V8277.9)	M^3 (V8277.10)	(V8277.11)	P_4 (V8277.12)	M_2(?) (V8277.13)	
长 (L.)	1.0	1.4	1.3	1.1	1.1	1.1	1.4	1.5	长
宽 (W.)	2.2	—	2.4	1.8	1.9	2.0	1.4	1.7	下三角座宽
							1.0	1.3	下跟座宽

比较 核桃园种颊齿冠低,P^3 双根,外侧齿根壮健,不分叉,内叶无前棱,外叶小等方面与洛河卢氏兔 (*L. lohoensis*) 的 P^3 相近。但也有一些区别,如上前臼齿比较短宽,P^3 唇缘尖削,内叶大,内叶和中叶之间的沟比洛河种更接近唇缘,上臼齿未见釉质圆环。这些上颊齿的特征可与属型种相区别。

属型种尚未见下颊齿标本,核桃园标本可弥补这一不足。核桃园下颊齿容易与 *Gobiolagus*, *Strenulagus* 的下颊齿区别,与齿冠较低的沙漠兔差别也很明显,如单侧高冠不明显,P_4 三角座唇壁向下增大不显著,外侧沟宽大,P_4—M_2 无跟座后内侧沟,三角座前后不大紧缩等。丹江种中间下颊齿三角座唇壁向下增大不明显这一点倒与北美 *Mytonolagus* 相似,而卢氏兔属 P_4 跟座小,下颊齿冠低,单侧高冠不明显,三角座唇壁不甚陡直等特点有别于北美标本。

二、讨 论

（一）在这批核桃园标本中，有一颗不完整的牙齿（IVPP. V8278）（图6中），仅有唇侧一半。中部有一个基本孤立的圆锥状齿尖，在前外侧和后外侧的唇缘上各有一个小齿尖，前侧小尖较低小，而后侧齿尖相对粗壮。前侧小尖紧挨中央主尖，并有强稜沿牙齿前缘向舌侧延伸。主尖舌侧有一弱稜伸向牙齿的后内角，周围也随之上升，似乎表明了这颗牙齿有发育的舌侧齿尖。从形态上看，这颗牙齿有点类似 *Palaeolagus* 的 P^4，但后者中央主尖呈新月型，与核桃园标本不同。在安徽古新统中发现的僕鼠兔（*Mimolona*），其后面前臼齿具有近于孤立的中央主尖，唇缘也有小柱尖。不过古新世僕鼠兔上前臼齿的中央主尖更靠近前外方的小柱尖，中央主尖的内侧成一简单的凹盆。虽然早渐新世的 *Palaeolagus* P^4 中央主尖成新月型，丹江卢氏兔的 P^4 中央主尖近于圆锥状，都比 V8278 的中央主尖强大得多。与 *Mytonolagus* 和 *Palaeolagus* 的乳齿比较，也有一定的类似性，牙齿不大前后压缩，中央主尖的唇侧谷宽大而开放，后附尖小，牙齿后缘脊与中央主尖几乎完全隔离等。同时这颗牙齿釉质层较薄，可以认为 V8278 标本是兔类的乳前臼齿，再者，从其尺寸来看，或许可归入丹江卢氏兔。

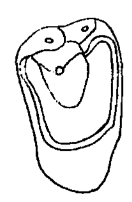
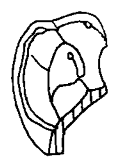
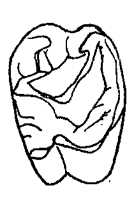




图6 丹江卢氏兔(?)（*Lushilagus danjiangensis*?）的乳前臼齿（V8278，中）和安徽僕鼠兔（*Mimotona wana*）（左）、古兔（*Palaeolagus. temnodon*）（右）的 P^4 比较

Fig. 6 Comparison of the deciduous tooth of *L. danjiangensis*? (middle) to the fourth upper premolars of *Mimotona wana* (left) and *Palaeolagus temnodon* (right)

（二）兔类上颊齿齿饰采用三尖齿命名法（Tritubercular terminology）来命名是相当困难的。后期兔类上颊齿高度特化，确实难以运用三尖齿命名法，所以有些学者索性不理会上颊齿齿尖的由来，采用自然的、独特的名称。但对早期兔类的研究，常涉及上颊齿齿饰的由来。

Forsyth Major 是第一位试图用三尖齿命名法来确定兔类上颊齿齿尖名称的古生物学家（Bohlin, 1942），随后，欧美学者也提出自己的看法，意见很不一致。近年来，在探讨兔形类起源时，也不得不论及齿饰命名问题。上颊齿上的中央主尖是解决同源性的关键部位，也是各家争论的焦点。有的学者认为中央主尖是原尖（Forsyth, Major, 1899; Osborn, 1907; Van valen, 1964; Mckenna, 1982），有的以为是前尖（Ehik, 1926; Burke, 1934; Tobien, 1974），也有认为是后尖的（Wood, 1940; Bohlin, 1942; Lopez Martinez, 1985），甚至以为是并尖（Amphicone）（L. S. Russell, 1960）。在核桃园标本中有几颗磨蚀不深的颊齿，为探讨齿尖名称提供了线索。

在真兽类中，前臼齿常有两个主要的齿尖，一在唇侧，一般称为前尖(或并尖)；另一个在舌侧，为原尖。上面已经提到与傒鼠兔 (*Mimonota*) 上前臼齿类似的上乳臼齿 (V8278)，其中央齿尖也应与傒鼠兔和其他真兽类前臼齿上的唇侧主尖同源，即核桃园乳齿标本上的中央主尖是前尖(或并尖)。同样，中央主尖前外侧和后外侧的小齿尖应相当于前、后附尖，后尖尚未分出。丹江卢氏兔的 P^4 也具类似的形态，中央主尖成圆锥状，通常称为中叶，应是前尖。其外叶的位置与其他哺乳类的后附尖相同，与其相对应的前外角往往有一个小齿尖，这应是前附尖。其内叶应相当于原尖。在北美始新世晚期的 *Mytonolagus* 和渐新世早期的 *Palaeolagus* 的一些磨蚀不深的上前臼齿上也有类似的形态。但由于这些兔类上前臼齿上有类似上臼齿的舌侧沟，使人误认为这些兔类的上前臼齿已臼齿化，就将前臼齿和臼齿齿饰由来混淆在一起讨论。事实上，前臼齿的舌侧沟是否与臼齿的舌侧沟同源大有商榷的余地。

Bohlin (1942) 在分析 *Desmatolagus parvidens* 的未磨损的 P^4 时已经提出，在舌侧两个齿尖中，前一个齿尖是后形成的，后一个齿尖形成较早。这样，就排斥了 P^4 舌侧的前面齿尖是原尖的可能性。核桃园材料支持了这一设想。壮兔的 P^3 比卢氏兔的相应牙齿复杂一些，舌壁微凹将舌侧咀嚼面分成两部分，前一部分比较小，后一部分比较大(图 7)。可以设想，在未磨蚀时牙齿舌壁曾有沟的存在，将冠面舌侧齿饰分隔成较小的前内侧齿尖或粗短的前稜和较大的后内侧齿尖。前内侧齿尖的位置相对于后内侧齿尖更接近唇面一些，更像是后内侧齿尖的附属齿尖或粗短的稜脊，不像一般哺乳类前臼齿原尖所处的位置。同时，壮兔 P^3 上的后内侧齿尖和卢氏兔 P^3 原尖(内叶)一样，具有沿牙齿后缘向唇侧伸延的强脊，是舌侧的主要齿尖。在 *Shamolagus* 和 *Mytonolagus* 的 P^3 和 P^4 上，原尖(内叶)有向前外方伸出的弱稜，其位置与壮兔 P^3 前内侧齿饰大体形似，不过后者更粗壮，更向前突出而已。因此，壮兔 P^3 前内侧齿饰如被认为是原尖，看来是不恰当的，如被认为是次生的，舌端膨大了的前稜更加恰当。如上述认识是对的话，那末，上前臼齿的舌侧沟(次沟) 出现在原尖和舌端膨大的原尖前稜之间，和形成在原尖和次尖之间的上臼齿舌侧沟(次沟)并非同源。作为这一论点反面证据是，在前臼齿上从未发现像臼齿常见的釉质圆环(乳齿除外)。因为臼齿上釉质圆环形成与三角座和跟座之间的沟形变有关(见下述)。

(三) 伍德 (Wood, 1940) 等曾认为上颊齿的中央主尖是后尖，现在来看，只有上臼齿的中央主尖是后尖。核桃园标本也可证实后一点。从被认为是丹江卢氏兔的几颗未磨

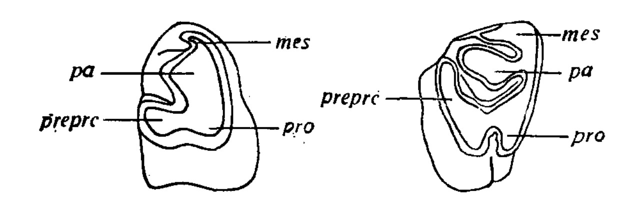


图 7　兔形类上前臼齿齿尖名称。左：石皮沟壮兔 (*Strenulagus. shipigouensis*) 的左 P^3；右：古兔(*Palaeolagus. temnodon*) 的 P^3 (据 Wood, 1940)

Fig. 7　Cusp terminology of lagomorph upper premolars, left: *S. shipigouensis*, P^3(V8277); right: *P. temnodon*, P^3(AMNH 8053) (after Wood, 1940)

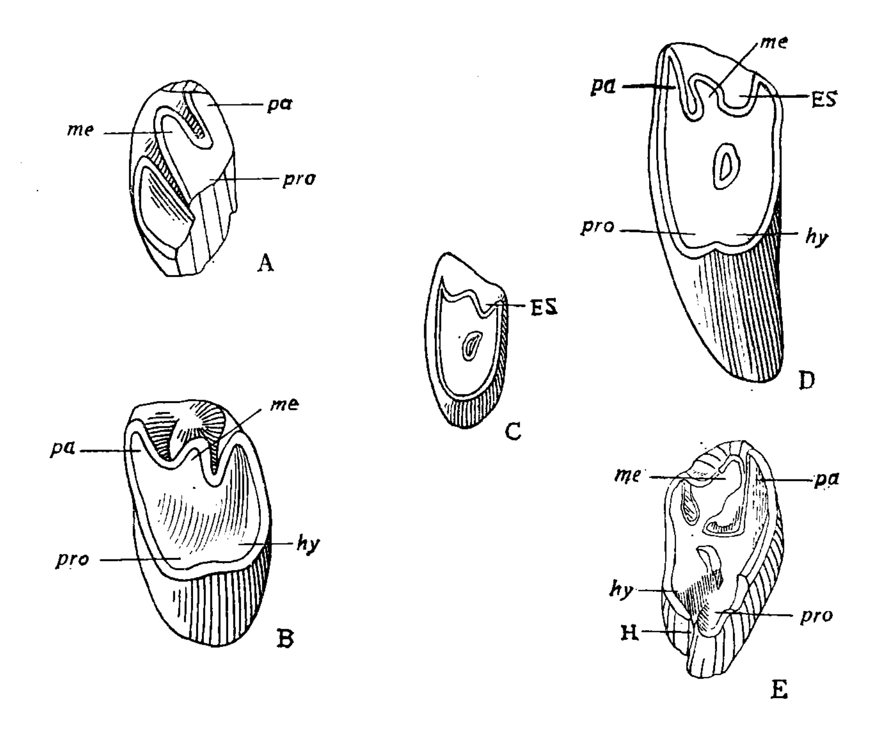


图 8　兔形类上臼齿齿尖名称和三角座与跟座之间的沟的形变

A、B: 丹江卢氏兔(*Lushilagus. danjiangensis*) 的上臼齿 (V8277.6 和 V8277.5)； C: 中间沙漠兔(*Shamolagus. medius*) 的 M^2(V3010)； D: 戈壁兔 (?) (*Gobiolagus*? sp.) 的 M^1(V 3012)； E: 似彼氏默兔 (*Mytonolagus* cf. *petersoni*) 的 M^2 (依Dawson, 1970, Fig. 15).

Fig. 8　Cusp terminology and modified patterns of the groove between the trigon and the talon in lagomorph upper molars.　A, B: *L. danjiangensis*, M^1 or M^2(V8277.6 and V8277.5); C: *S. medius*, M^2(V3010); D: *Gobiolagus*? sp., M^1(V3012); E: *Mytonolagus* cf. *petersoni*, M^2 (CM. 14403, after Dawson, 1970, Fig. 15)

损的 M^3(IVPP. V8277.8—10) (图 4,D) 看出，M^3 由一个由原尖、前尖和后尖形成的 V 形三角座和一个跟座组成，两者之间被一半封闭或两端开放的沟隔开。 M^3 后尖比较退化、内移。 V8277.6 标本虽残破，看得出不会是 M^3，而是 M^1 或 M^2，牙齿仍由 V 形三角座和跟座组成(图 8,A)。嚼面上前尖突出在唇缘，不及 M^3 前尖那样发育，后尖却发育得多。由于跟座的发育，使后尖位置居于牙齿的中部。与 M^3 一样，后尖也内移，成为中央主尖。因此，证实了兔形类上臼齿的中央主尖是与其他哺乳类的后尖同源，上臼齿上其他齿饰由此类推(见图 8)。

三角座和跟座之间的沟形态变化相当复杂。丹江卢氏兔上臼齿上的沟可能是最简单的，成斜向直谷，而且比较浅(图 8,A)。 稍经磨蚀，即行消失，仅存唇侧部分，有人称为外凹 (auβen-synkline 或 external syncline) (图 8, B)。 在 *Shamolagus medius* 的 M^1 和 M^2 上，三角座和跟座之间的沟被隔成两个部分，唇侧部分成为唇面谷 (buccal valley) 的一部分，即外凹；另一部分形成孤立的釉质圆环，也称为新月谷 (crescent valley) (图 8, C)。 在被指为戈壁兔 (*Gobiolagus*? sp.) 的 M^1 上，舌缘有轻微的凹入，说明这种兔类有不明显的舌侧沟(次沟)，是三角座和跟座之间的斜沟在舌缘上的表露(图 8,D)。 北美

始新世晚期的彼氏默兔（*Mytonolagus* cf. *petersoni*）的上臼齿上斜沟被分隔成三部分更加明显。唇侧参与唇面谷的组成，中部成釉质环，有时与三角凹连通形成凹形釉质环，舌侧成舌侧沟(次沟)(图8，E)。因此，上臼齿上的外凹、凹形釉质环、釉质圆环和次沟的形成都与三角座和跟座之间斜沟形变有关。

（1986年8月29日收稿）

参 考 文 献

李传夔，1965：华北始新世兔类化石。古脊椎动物与古人类，**9**(1)，23—33。

——，1977：安徽潜山古新世的 Eurymyloids 化石。同上，**15**(2)，103—118。

翟人杰，1977：论长辛店组的地质时代。同上，**15**(3)，173—176。

Bohlin, B., 1942: The Fossil Mammals from the Tertiary Deposit of Tabenbuluk, Western Kansu. Part I: Insectivora and Lagomorpha. *Pal. Sinica,* N. S. C, **8a**, 1—113.

Burke, J. J., 1934: *Mytonolagus,* a new leporine genus from the Uinta Eocene series in Utah. *Ann. Carnegie Mus.,* **23**(9), 399—420.

————, 1941: New Fossil Leporidae from Mongolia. *Amer. Mus. Novitates,* **1117**, 1—23.

Dawson, M. R., 1967: Lagomorph History and the stratigraphic record. *Univ. Kansas Spec. Publ.,* 2, 287—316.

————, 1970: Paleontology and Geology of the Badwater Creek area, central Wyoming. Pt. 6: The leporid *Mytonolagus* (Mammalia, Lagomorpha). *Ann. Carnegie Mus.,* **41**(7), 215—230.

Gazin, C. L., 1956: The Geology and Vertebrate Paleontology of Upper Eocene strata in Northeastern part of the Wind River Basin, Wyoming. Pt. 2: The mammalian Fauna of the Badwater area. *Smithsonian Miscell. Coll.* **131**(8), 1—35.

Lopez Martinez, N., 1985: Reconstruction of ancestral cranioskeletal features in the order Lagomorpha, in Evolutionary Relationships among Rodent ——A Multidisciplinary Analysis, ed. by Luckett, W. P., and J. -L. Hartenberger. *Life Sciences,* Ser. A, **92**.

Matthew, W. D. and Granger, W., 1923: Nine New Rodents from the Oligocene of Mongolia. *Amer. Mus. Novitates,* **102**, 1—10.

Mckenna, M. C., 1975: Toward a Phylogenetic Classification of the Mammalia. In Luckett, W. P. and Szalay, F. S. (eds), Phylogeny of the Primates. *Plenum Press,* New York.

————, 1982: Lagomorph Interrelationships. *Geobios, Mem. Spec.* **6**, 213—223.

Osborn, H. F., 1907: Evolution of Mammalian Molar Teeth. *MacMillan,* New York and London, 250p.

Russell, L. S., 1965: Tertiary mammals of Saskatchewan.Pt. 1: The Eocene fauna. *Royal Ontario Mus. Univ. Toronto, Life Sci., Contrib.* **67**, 1—33.

Sych, L. and Sych, B., 1976: An Evolutionary Interpretation of several Ontogenetic Stages of the tooth development in Rabbit. *Acta Zool. Cracoviensia,* **21**(3), 33—43.

Tobien, H., 1978: Brachyodonty and hypsodonty in some Paleogene Eurasian Lagomorphs. *Mainzer geowiss. Mitt.,* **6**, 161—175.

Van Valen, L., 1964: A possible origin for Rabbits. *Evolution,* **18**(3), 484—491.

Wood, A. E., 1940: Lagomorpha. In Scott, W. B. and Jepsen, G. L., The Mammalian Fauna of the White River Oligocene. *Trans. Amer. Philos. Soc.,* N. S., **28**(3), 271—362.

FOSSIL LAGOMORPHS (MAMMALIA) FROM THE HETAOYUAN EOCENE OF XICHUAN, HENAN

Tong Yongsheng
(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Lei Yizhen
(Yichang Institute of Geology and Mineral Resources, Ministry of Geology)

Key words Xichuan, Henan; Hetaoyuan Eocene; Lagomorphs

Summary

Among the fossil materials collected from the lower part of the Hetaoyuan Formation, exposed at Shipigou (namely Pishigou) of Xichuan County, Henan, are some specimens of the primitive lagomorphs. A left mandibular fragment of them was recovered by Lei, one of us, and is housed in the Yichang Institute of Geology and Mineral Resources, Ministry of Geology. Other isolated cheek teeth were got by means of screen-washing in the winter of 1984. In this paper these Eocene lagomorph fossils are described, and the homologies of the upper cheek tooth patterns of lagomorphs are discussed.

Lagomorpha Brandt, 1855

Leporidae Gray, 1821

***Strenulagus shipigouensis* gen. et sp. nov.**

(Fig. 1—3)

Type A fragmentary left mandible with P_4-M_2 (YIGM. V006).

Referred specimens A left P^3 (IVPP. V8276), five isolated M^1 or M^2 (V8276. 1—5), a M^3 (V8276.6), a right P_3 (V8276.7), and a right M_3 (V8276.8).

Diagnosis Unilateral hyposodonty distinct. P_3 with only one internal valley, anterior lobe compressed laterally, and posterior lobe narrowed labially. Trigonid of P_4—M_2 compressed anteroposteriorly, talonid of P_4 small, without posterointernal valley. M_3 less reduced, with a clear hypoconulid. P^3 robust, with a shallow lingual fold, anterior loph short and stout, and labial root separating into two parts. Metacone of the anterior molars surrounding by a U-shaped enamel valley, a small enamel lake presented on moderate worn molars.

Remarks The Hetaoyuan specimens are more similar to *Gobiolagus* than to *Shamolagus* in prominent unilateral hypsodonty and simple P_3, but differ from the Nei Mongol genus in the developed talonid of P_4, the elongated midst cheek teeth, and the less reduced M_3.

The upper cheek teeth referred to the new species can be easily distinguished from those corresponding teeth of the known Asiatic primitive lagomormorphs, *Lushilagus, Shamolagus,* and the upper molars assigned to *Gobiolagus* by Li (1965). It seems, however, closer to those of the North American Eocene *Mytonolagus* in having a weak lingual fold on P^3, metacone of

M^1 surrounding by a U-shaped enamel valley, and a small lake on the moderate worn molars. A distinct difference of the upper cheek teeth of the Asiatic genus from those of the American genus is that the P^3 has a reduced external lobe and a short and robust anterior loph.

Lushilagus dajiangensis **sp. nov.**

(Fig. 4—5)

Type A left P^3 (IVPP. V8277).

Referred specimens Three right P^3 (V8277. 1—3), an incomplete P^4 (V8277. 4), four M^1 or M^2 (V8277. 5—9), three M_3 (V8277. 10—12), a left P_4 (V8277. 13) and two M_1 or M_2 (V8277. 14—15).

Diagnosis Upper premolars short and wide. P^3 narrowed labially, with large internal lobe Upper molars without enamel lake after worn. Lower cheek teeth lower-crowned, with non-persistent external valley. Unworn P_4 with a feeble tubercle on the middle of anterior edge, a trigonid buccal wall less expanding toward the base, and a small talonid. Internal valley quite distinct on the slightly worn lower molars.

Remarks The new species is distinguishable from the genetype, *L. lohoensis,* in having transversally wide upper premolars, a large internal lobe, and the groove between the internal and central lobes setting labially on P^3, and no enamel lake on the upper molars.

The lower cheek teeth assignable to *L. danjiangensis* is clear from those of *Shamolagus* and *Strenulagus.* The Hetaoyuan species has lower-crowned cheek teeth, less distinct hypertrophy of the base of trigonid and smaller talonid on P_4, and less anteroposterior compression of the trigonid on the lower midst cheek teeth.

Discussion

1. An incomplete tooth, only perserved labial part (IVPP. V8278), is doubtfully considered as a deciduous tooth of *L. danjiangensis* on the basis of its size. Morphologically, it seems somewhat similar to the labial part of P^4 of *Palaeolagus temnodon,* and also to *Mimotona wana* (Fig. 6).

2. It is difficult to homologize the cusps on the upper cheek teeth of lagomorphs for their specialized dental patterns. Several unworn or little worn teeth described in this paper provide some new informations about the cusp terminology of the upper cheek teeth of lagomorphs. The occlusal surface of the M^3 (V8277. 10—12) is made up of a trigon consisting of V-shaped crest and a simple talon (Fig. 4D). Such pattern also occurs on another incomplete M^1 or M^2 (8277.6) (Fig. 7A), but its talon is more developed. The central cusp of lagomorph upper molars, which was considered as a paracone, a metacone, a protocone, or even an amphicone by paleomammalogists, is equivalent to the metacone of these little worn molars in position. Thus the central cusp should be a metacone. Compared with the counterpart of other eutherians the metacone on the upper molars of primitive lagomorphs shifts anterolingually. Other cusp terminology on lagomorph upper molars can be defined as shown in Fig. 8.

The central cusp of the premolars, however, is not served as a metacone based on the new material. The deciduous molar (V8278), similar to P^4 of *Mimotona wana,* suggests that the central cusp is equivalent to paracone or amphicone on the premolars of other mammals in its place and shape. The corresponding cusp of lagomorph upper premolars which usually is

called central lobe, therefore, should be considered as a paracone or amphicone.

3. The pattern of the groove between the trigon and talon on the upper molars of primitive lagomorphs is variable. It may be the simplest, which is a shallow straight valley on the upper molars of *L. danjiangensis* (Fig. 8A). After worn, the groove only remains its labial part, which becomes a part of the labial valley, and is called external syncline (auβensynline) (Fig. 7B). The corresponding groove on the worn M^1 of *Shamolagus medius* is separated into two parts, the labial part and lingual part. The latter forms an isolated enamel lake at the centre of the tooth (Fig. 8C). On the M^2 assigned to *Gobiolagus*? sp. (Li, 1965) there is a slight concave on the lingual edge, indicating the presence of a less developed hypostria. In other word, the groove between the trigon and the talon is divided into three parts, the external syncline (labial part), the enamel lake (central part) and the hypostria (lingual part) (Fig. 8D). A more distinct hypostra occurs on the upper molars of *Mytonolagus* (Fig. 8E). These specimens mentioned above seem to illustrate that the occurrence of hypostria, enamel lake, and external syncline has something to do with the deformation of the groove between trigon and talon.

By the way the lingual valley of the lagomorph premolars is heterogenetic to the hypostria of upper molars. On the P^3 of *Strenulagus* (V8276) the internal lobe is partitioned into a small anterior part and a larger posterior one by a weak lingual fold. The latter connectes with the strong posterior loph and situates lingually, basically occuping the position of protocone. The former slightly shifts labially, it seems likely that it is equivalent to a short and robust anterior loph of the protocone. The lingual valley of lagomorph premolars, therefore, possibly occurs between protocone and its anterior loph.